

INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT D'*AMPELOMYCES QUISQUALIS* SUR LA DYNAMIQUE DU
PARASITISME DE L'OÏDIUM EN CONDITIONS IN VITRO

C. CANTIN (1) et D. LAFOND (2)

(1) Institut Français de la Vigne et du vin, 42 rue Georges MOREL 49071 BEAUCOUZÉ – FRANCE,
cecilia.cantin@vignevin.com

(2) Institut Français de la Vigne et du vin, 42 rue Georges MOREL 49071 BEAUCOUZÉ – FRANCE,
david.lafond@vignevin.com

RÉSUMÉ

Ampelomyces quisqualis, parasite obligatoire des oïdiums connu depuis de nombreuses années, voit son utilisation comme agent de biocontrôle limité par sa cinétique de développement moins rapide que celle du pathogène. Nous avons étudié la dynamique de parasitisme de l'oïdium par *A. quisqualis*. Cette étude *in vitro* a été réalisée avec l'oïdium de la vigne, *Erysiphe necator*, et celui du trèfle *Erysiphe trifolii*. Après coloration au bleu coton, les échantillons sont observés au microscope pour une évaluation qualitative : présence d'oïdium, d'*Ampelomyces*, stade de développement, etc. L'étude a permis de mettre en évidence l'importance du développement de l'oïdium et du stade de ce dernier dans la dynamique de parasitisme d'*A. quisqualis*. L'observation d'éléments discriminants la présence de parasitisme a également été possible et a permis d'illustrer les modifications de l'oïdium induit par *A. quisqualis*. Une étude quantitative reste à mettre en œuvre pour préciser ces résultats.

Mots-clés : Oïdium, Parasitisme, *Ampelomyces*, In vitro, Dynamique.

ABSTRACT

THE INFLUENCE OF ENVIRONMENT ON *AMPELOMYCES QUISQUALIS* DYNAMICS OF PARASITISM ON POWDERY MILDEW IN IN VITRO CONDITIONS

Ampelomyces quisqualis, mandatory parasite of powdery mildew is well known since many years, however its use as a biocontrol agent is limited because of its development speed, slower than the pathogen's one. We studied the dynamics of powdery mildew parasitism by *Ampelomyces*. Two species of powdery mildews have been used: grapevine powdery mildew *Erysiphe necator* and clover powdery mildew *Erysiphe trifolii*). After cotton blue staining, the samples are observed microscopically for qualitative assessment: presence of powdery mildew, of *Ampelomyces*, development stage, etc..

The study highlighted the influence of the importance of powdery mildew development and its importance on the dynamics of *Ampelomyces* parasitism. Observation of the presence of discriminatory elements of parasitism was also possible and illustrated the changes of powdery mildew induced by *Ampelomyces*. Quantitative study remains to be implemented to clarify these results.

Keywords: Powdery mildew, parasitism, *Ampelomyces*, development dynamic.

INTRODUCTION

Erysiphe necator est l'une des principales maladies fongiques de la vigne partout dans le monde (Gadoury D.M. et al., 2012). L'utilisation des fongicides en viticulture se fait essentiellement contre l'oïdium et *Plasmopara viticola*, le mildiou de la vigne. En France, la vigne représente 3% de la superficie agricole utilisée, et 20% de l'utilisation des pesticides, dont 80% sont des fongicides (Aubertot J.N., 2005). Plusieurs tentatives ont été faites pour utiliser des agents de lutte biologique afin de contenir cette maladie, en utilisant divers micro- (Kiss L., 2003) ou macro-organismes. Les deux pistes les plus prometteuses sont l'utilisation d'*Ampelomyces* (Falk S.P. et al., 1995a et 1995b), un hyperparasite fongique, et de *Orthotydeus lambi* (Melidossian, H.S. et al., 2005 ; English-Loeb G. et al., 2007), un acarien microphage. Nous allons nous concentrer sur le premier dans cet article.

Ampelomyces a été l'un des premiers champignons décrit comme un mycoparasite (Cesati V., 1853). Il est aussi le premier champignon utilisé comme agent de lutte biologique de végétaux des champignons parasites (Yarwood C.E., 1932). Il est généralement considéré comme un genre mono-espèce (l'espèce unique étant *A. quisqualis* (Kiss L., 2004), même si il y a encore des controverses sur ce point (Kiss L., 1997). Également, d'autres champignons comme celui responsable du Phoma semblent avoir été confondu avec *Ampelomyces*. Son utilisation a été essayée sur de nombreuses cultures comme cela a été rapporté par Kiss et al, (2004) dans leur étude exhaustive. Ils ont également résumé les principaux obstacles de l'utilisation de l'*Ampelomyces* comme un agent de lutte biologique:

- Il a besoin d'une humidité relative élevée (> 90%)
- Etant un parasite obligatoire, son hôte doit être présent. Par conséquent, il y a souvent un écart entre la contamination de l'oïdium et son infection par *Ampelomyces*, conduisant à un contrôle inefficace de la maladie.
- Il est affecté par certains produits phytopharmaceutiques, y compris le soufre, ce qui pose la question de son utilisation en agriculture biologique. Toutefois, il est compatible avec plusieurs autres fongicides, il peut donc être utilisé dans un programme de lutte intégrée

Une caractéristique intéressante de *Ampelomyces* est qu'il est très polyphage et peut parasiter un très large spectre de l'oïdium, sur une variété de plantes hôtes. Même si elle a surtout été décrite sur les espèces cultivées (Kiss L., 2004), un travail récent montre qu'*Ampelomyces* peut aussi être trouvé sur une grande variété d'espèces sauvages (Sucharzewska E. et al., 2012).

Au vue de l'ensemble de ces connaissances et résultats d'études sur le parasitisme de l'oïdium par *Ampelomyces* et malgré son efficacité partielle démontrée précédemment, les raisons de cette dernière nous incitent à identifier les facteurs environnementaux d'*Ampelomyces* ayant de l'influence sur ce parasitisme. L'objectif final étant d'essayer de trouver un système favorable à cet hyperparasite lors de son utilisation au vignoble.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cet essai in vitro est mis en place dans le but d'appréhender une première fois l'influence de l'écart entre contamination de la plante par l'oïdium et la contamination de l'oïdium par *Ampelomyces* sur la dynamique de parasitisme afin d'identifier les conditions optimales pour tester par la suite son utilisation au champ, au moyen de plantes relais. L'essai est donc réalisé sur deux espèces végétales : la vigne (*Vitis vinifera*) et le trèfle violet (*Trifolium pratense*).

Le critère de choix dans le cépage et la variété retenue est la sensibilité à l'oïdium. En effet, la présence d'oïdium est essentielle pour le parasitisme d'*Ampelomyces quisqualis*. De ce fait, le cépage Chardonnay a été retenu ainsi que la variété JUSTIN de trèfle violet qui est une variété diploïde, ancienne et sensible à l'oïdium.

Pour ce qui est des parasites, l'inoculum d'*Erysiphe necator* (vigne) a été envoyé par une station expérimentale de BASF (Merville, Haute-Garonne -31) par colis. L'inoculum d'*Erysiphe trifolii*,

quant à lui, a été produit en serre chauffée (22°C) et éclairée (16h de photopériode) à partir de feuilles inoculées collectées dans la nature. La souche d'*Ampelomyces* utilisée est la spécialité commerciale AQ10, ceci pour des raisons de facilités d'obtention.

Pour tenter de répondre à notre question et à l'aide de la bibliographie, nous avons décidé d'étudier 5 modalités d'inoculation (intervalle de temps entre l'inoculation d'oïdium et l'application d'AQ10) sur 9 modalités d'observations (intervalle de temps entre l'application et la préparation des échantillons à l'observation microscopique).

L'essai est réalisé sur milieu gélosé en boîte de Pétri ; des disques foliaires de 20 mm de diamètre sont prélevés sur les feuilles en tant que support. Une boîte de Pétri représente une modalité d'inoculation à une modalité d'observation (puisque la méthode d'observation est destructive). Chaque boîte de Pétri contient 4 disques foliaires de 20 mm.

	<i>Vitis vinifera</i> , cépage Chardonnay	<i>Trifolium pratense</i> , variété JUSTIN
Espèce d'oïdium	<i>Erysiphe necator</i>	<i>Erysiphe trifolii</i>
Nombre de modalité d'inoculation	5 <i>Témoin, Simultanée, J+1, J+2 et J+7</i>	5 <i>Témoin, Simultanée, J+1, J+2 et J+7</i>
Nombre de modalité d'observation	9 <i>H+6, J+1, J+2, J+3, J+4, J+5, J+7, J+10, J+15</i>	9 <i>H+6, J+1, J+2, J+3, J+4, J+5, J+7, J+10, J+15</i>
Nombre de répétition par modalité d'observation	4 disques foliaires par modalité d'observations	4 disques foliaires par modalité d'observations
Nombre de disque foliaire	180	180

La modalité « Témoin » ne reçoit pas d'*A. quisqualis* ; la modalité « Simultanée » reçoit l'*A. quisqualis* quelques minutes après avoir été inoculée d'oïdium ; les « J+1 », « J+2 » et « J+7 » reçoivent respectivement l'*A. quisqualis* 1 jours, 2 jours et 7 jours après l'inoculation d'oïdium.

Pour les modalités d'observation, il s'agit de l'intervalle entre l'application d'*A. quisqualis* et le traitement biochimique de l'échantillon pour l'observation microscopique, qui fige le développement. Pour exemple, la modalité « H+6 » correspondant aux échantillons ayant reçus l'*Ampelomyces* 6 heures avant le début de la préparation.

L'obtention du matériel végétal

L'expérimentation ayant lieu en hiver, la production de plants sous serre a été obligatoire. Des semis de trèfle violet (variété JUSTIN) ont été mis en place en pots de 1L, avec un substrat spécial semis puis mis en serre chauffée à 20°C avec une photopériode de 16 heures. De nouveaux semis étaient réalisés régulièrement pour avoir des plants jeunes et sensibles tout au long de l'essai. De plus, certains plants ont été isolés pour maintenir un inoculum d'oïdium à partir de feuilles oïdiées prélevées dans la nature (inoculation réalisée par frottement des feuilles oïdiées sur les feuilles des plants sains). Les plants de vigne de cépage Chardonnay ont été récupérés auprès d'un pépiniériste en pot d'1L. Après avoir passé 15 jours au réfrigérateur (4°C), ils sont ensuite placés en serre chauffée à 26°C avec une photopériode de 16 heures. Les feuilles pour l'essai étaient prélevées au stade 6-8 feuilles.

La mise en culture de l'oïdium et l'application d'AQ10

Un milieu de culture gélosé composé de 10g/L de mannitol, 20g/L d'agar et 30mg/L de benzimidazole 98% et d'eau distillée est préparé puis coulé dans des boîtes de Pétri de 90 mm. Ensuite, les feuilles (vigne et trèfle) sont prélevées puis désinfecté par trempage successifs dans de l'éthanol à 70% (20 secondes), puis dans une solution d'hypochlorite de calcium à 3% (3 minutes) puis trois rinçage dans l'eau stérile (10 minutes). Après décontamination, les feuilles sont séchées

entre 2 feuilles de papiers filtres stériles. Au niveau de ces feuilles des disques foliaires de 20 mm de diamètre sont découpés à l'aide d'un emporte-pièce en évitant au maximum les grosses nervures. Les disques foliaires sont ensuite déposés sur le milieu gélosé, face supérieure contre la gélose. Dans le cas du trèfle, ce sont des folioles entières qui sont utilisées.

L'inoculation d'oïdium est réalisée au sein d'une tour à inoculer. Les boîtes de Pétri contenant les disques foliaires sont disposés au centre de cette dernière sans le couvercle. Ensuite, à l'aide d'une pince la feuille oïdiée est placée au sommet de la tour. A l'aide d'une pipette, un souffle d'air est créé pour permettre aux conidies de se détacher et de se poser sur les disques foliaires ; la pipette peut également servir pour secouer la feuille. Après quelques minutes d'attente, les boîtes de Pétri peuvent être refermées hermétiquement avec du parafilm.

La spécialité AQ10 contenant l'*A. quisqualis* a été pulvérisée de manière collective sur les boîtes avec un dosage 0,14 g/L (volume préparé : 0,25 L). Après quelques minutes d'attente pour réduire l'humidité présente sur la feuille après pulvérisation, les boîtes de Pétri sont de nouveau fermées hermétiquement à l'aide de parafilm. Ensuite, les boîtes de Pétri sont placées dans une chambre de culture en conditions contrôlées idéalement ou en serre chauffée à 24°C avec une photopériode de 16 heures.

L'observation

Une première observation est réalisée à l'œil nu pour déceler la présence d'un duvet blanc pouvant être de l'oïdium sur la surface du disque foliaire. Ensuite, chaque disque foliaire est redécoupé en disque de 10 mm (pour des raisons de facilité de manipulation) à l'aide d'un emporte-pièce. Ces derniers vont subir un traitement biochimique pour permettre son observation au microscope optique LEICA. Ce traitement se fait en plusieurs étapes : la décoloration (immersion dans un mélange d'éthanol 100° et d'acide acétique V/V pendant 2-3 jours placé éventuellement au réfrigérateur), puis immersion dans du lactophénol pendant 3-4 jours placé au réfrigérateur, coloration par immersion dans du bleu coton pendant 35 minutes. Ensuite, les disques foliaires sont rincés plusieurs fois à l'eau distillée puis montés entre lame et lamelle dans une goutte de glycérine à 50% (V/V).

Une première observation descriptive et exhaustive est réalisée pour permettre l'élaboration de la feuille de notation des échantillons. Celle-ci s'organisera en deux parties : la présence d'oïdium et la présence de parasitisme, comportant des sous-parties telles que le stade de développement, des échelles qualitatives de déformation du mycélium et de fragmentation et de proportions présence estimé qualitativement en classes (allant de -- à +++).

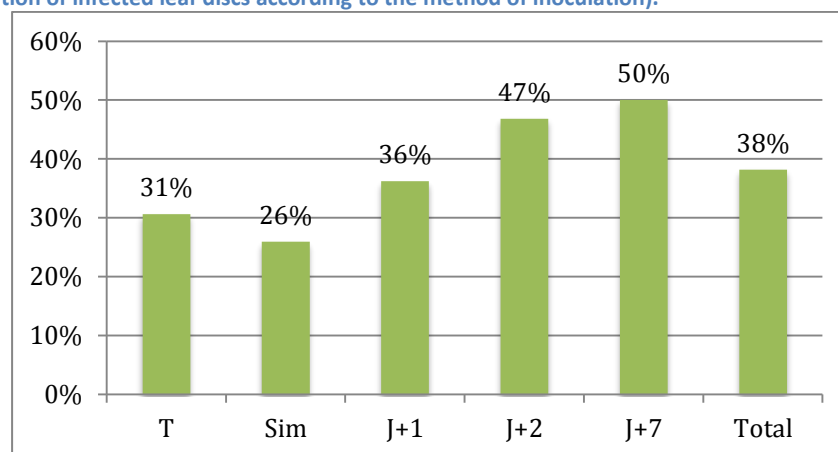
RÉSULTATS

Premiers résultats

On peut tout d'abord relever que l'oïdium s'est développé sur 89% des disques foliaires de trèfle violet et sur seulement 32% pour la vigne. Ayant suivi le même protocole d'inoculation, il est supposé que l'origine du problème semble venir de la source de l'inoculum utilisé mais cela reste à vérifier. De plus, de nombreuses contaminations du milieu ont été observées sur les modalités vigne. Dès la première observation (6h après l'application de l'*Ampelomyces*), il est possible de vérifier la réussite de l'inoculation par la présence d'oïdium en cours de développement sur l'ensemble des modalités d'inoculation. La modalité « Simultanée » semble néanmoins présenter moins de disques foliaires oïdiés. L'hypothèse de l'influence de la pulvérisation de la solution d'AQ10 quelques minutes après l'inoculation d'oïdium est émise, l'humidité aurait été défavorable au développement de l'oïdium.

Concernant le parasitisme, la proportion de parasitisme sur vigne et sur trèfle violet est identique (prop.test, p-value = 1 au risque de 5%) avec 39% des disques foliaires parasités. Ce résultat confirme la non spécificité de *Ampelomyces*. De ce fait, la suite de l'analyse sera faite sur l'ensemble des deux modalités. Cela permettra de légèrement réduire l'impact du faible effectif de disques foliaires oïdiés sur vigne. Les différentes modalités d'inoculation ne présentent pas de différence significative sur le développement qualitatif du parasitisme (prop.test, p-value = 0,346 au risque 5%). Néanmoins, une tendance semble être observée, la modalité J+7 est proportionnellement la plus parasitée (50%). La quantification permettrait de vérifier cette tendance ou encore d'identifier une différence significative entre les modalités d'inoculation.

Figure 1 : Proportion du nombre de disques foliaires parasités en fonction de la modalité d'inoculation.
(Proportion of infected leaf discs according to the method of inoculation).



En revanche, une erreur s'est produite avec la modalité Témoin puisqu'elle présente un parasitisme sur 31% des disques foliaires. L'origine de cette dernière contamination reste à vérifier. Deux hypothèses sont émises, soit une erreur de manipulation lors de l'application d'AQ10, soit la présence d'*Ampelomyces* sur les sources d'inoculum.

Des observations caractérisant la présence d'*Ampelomyces*

Lors d'observations descriptives permettant ensuite l'élaboration des éléments d'observations des échantillons, différentes modifications du développement de l'oïdium ont été relevées chronologiquement puis rapprochées au phénomène de parasitisme par *Ampelomyces*. Cela permet d'identifier le développement de l'hyperparasite avant la formation de ses pycnides. En effet, après 3 jours d'incubation la fragmentation du mycélium de l'oïdium est observable avec une déformation plus ou moins importante. À partir du 5^{ème} jour d'observation débute la formation des pycnides qui se rompent à partir du 10^{ème} jour. L'étape de pénétration d'*Ampelomyces* dans son hôte n'est pas observable par l'utilisation de ce protocole de coloration.

Figure 2 : Cycle de développement de l'*Ampelomyces* réalisé et illustré à partir des observations microscopiques après coloration au bleu de lactophénol.

(Development cycle of *Ampelomyces* realized and illustrated from microscopic observations after staining with lactophenol blue).

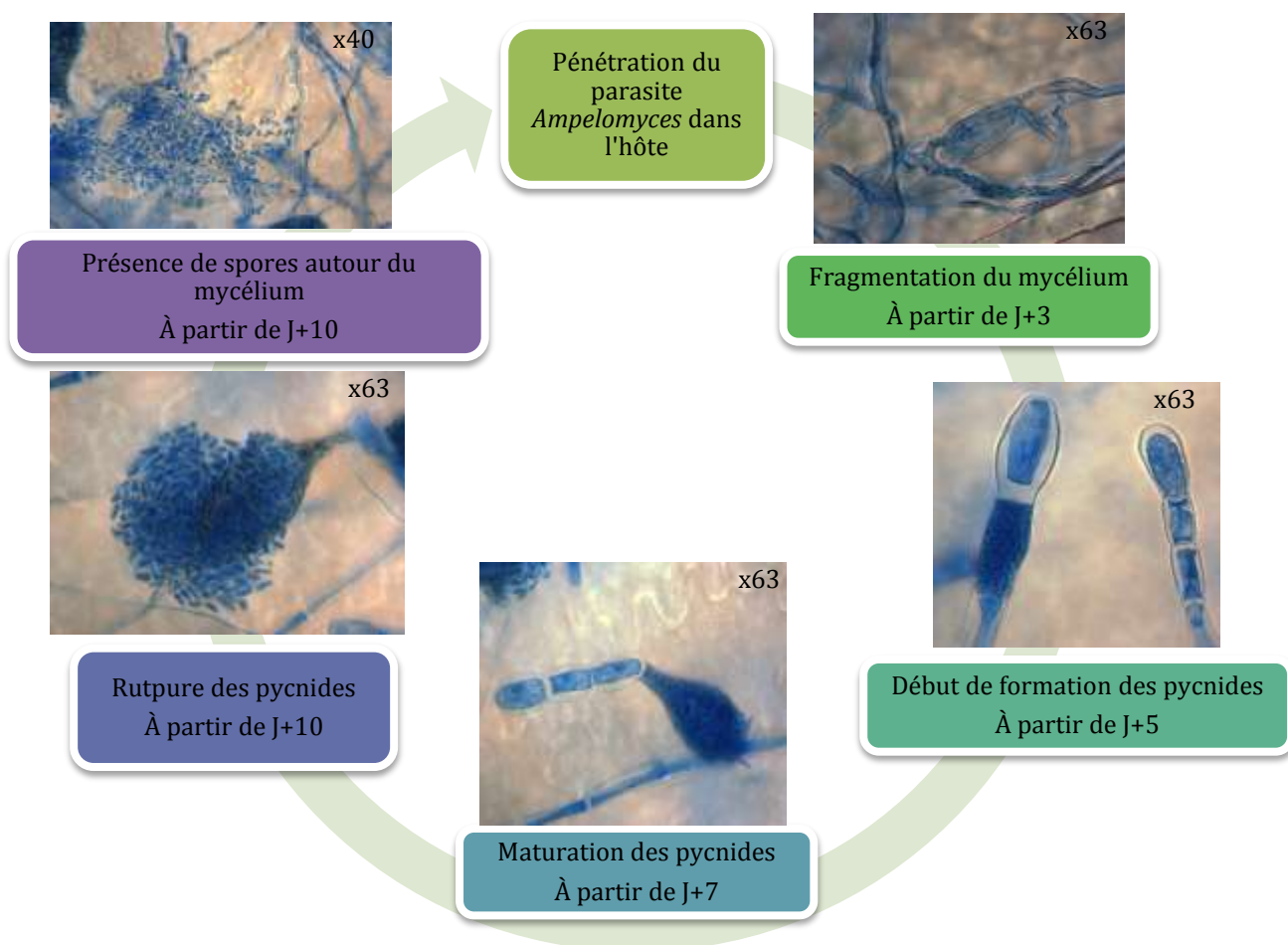


Figure 3 : Photo microscopique d'un conidiophore d'oïdium parasité par *Ampelomyces* (x63)

(Microscopic photograph of a powdery mildew conidiophore parasitized by *Ampelomyces* (x63))



Parallèlement à ce cycle, l'observation de filaments pouvant ressembler à du mycélium développé au sein d'un conidiophore parasité a été faite. Néanmoins, cette dernière ne semble pas faire partie des étapes de multiplication de l'hyperparasite mais a été recensée sur plusieurs disques foliaires. L'identification ou encore le rôle de cette étape serait à approfondir. L'hypothèse qu'il s'agisse d'une étape d'un cycle parallèle à celui de la multiplication de l'*Ampelomyces* est émise.

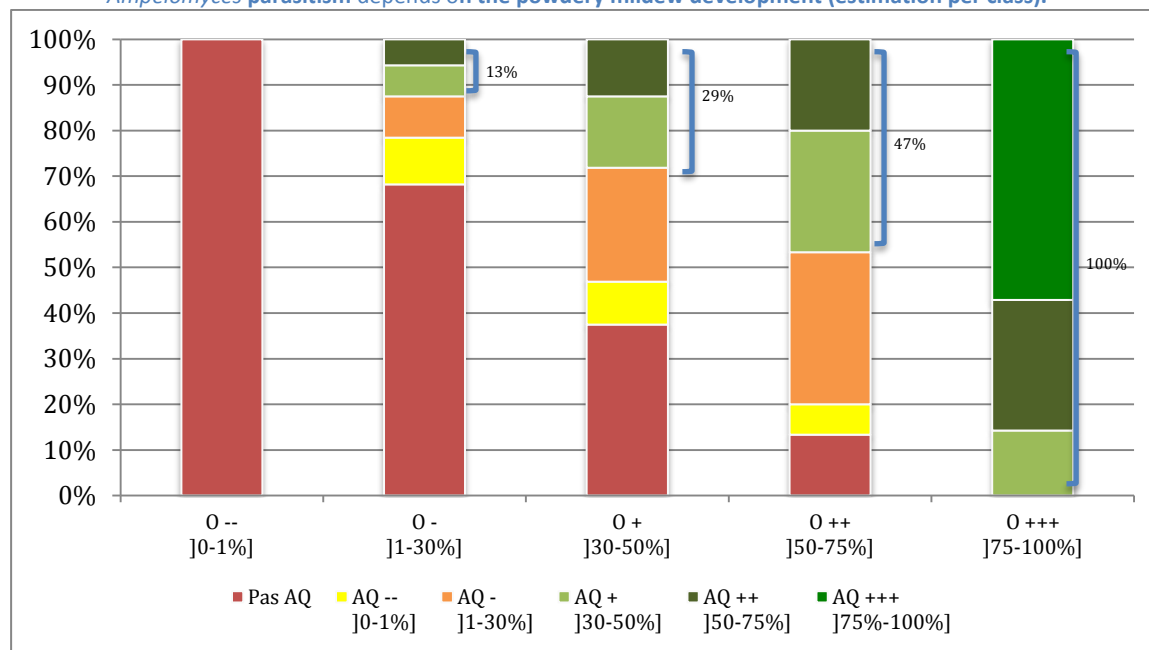
L'observation d'éléments difficilement identifiable dans le mycélium pathogène a été réalisée sans permettre l'affirmation qu'il s'agisse de l'hyperparasite. De plus, ces observations ont été rares sur l'ensemble des observations.

L'influence du développement de l'oïdium dans le parasitisme

A partir de l'estimation de colonisation d'oïdium et de parasitisme, on peut constater que l'importance de la colonisation d'oïdium influe positivement sur le développement du parasitisme. En effet, plus l'oïdium est développé, plus l'*Ampelomyces* parasite ce dernier. De plus, on peut constater que la classe d'estimation O-- n'est pas parasitée.

Figure 4 : L'importance du parasitisme d'*Ampelomyces* en fonction de l'importance du développement de l'oïdium (estimation des importances par classe).

Ampelomyces parasitism depends on the powdery mildew development (estimation per class).

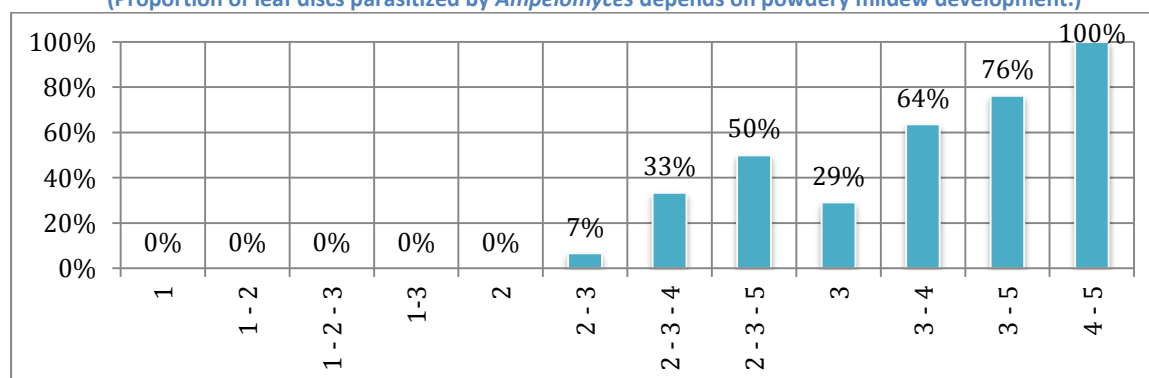


L'influence du stade de l'oïdium dans le parasitisme

On peut constater que le parasitisme n'est observable qu'à partir du stade 2-3 représentant la présence de mycélium développé. La présence de conidiophores semble également favoriser le développement d'*Ampelomyces*. La notion d'abondance de ces deux éléments semble avoir son importance dans le parasitisme.

Figure 5 : Proportion du nombre de disques foliaires parasités par *Ampelomyces* en fonction du stade de développement de l'oïdium.

(Proportion of leaf discs parasitized by *Ampelomyces* depends on powdery mildew development.)



Légende des stades (Marie V., 2002):

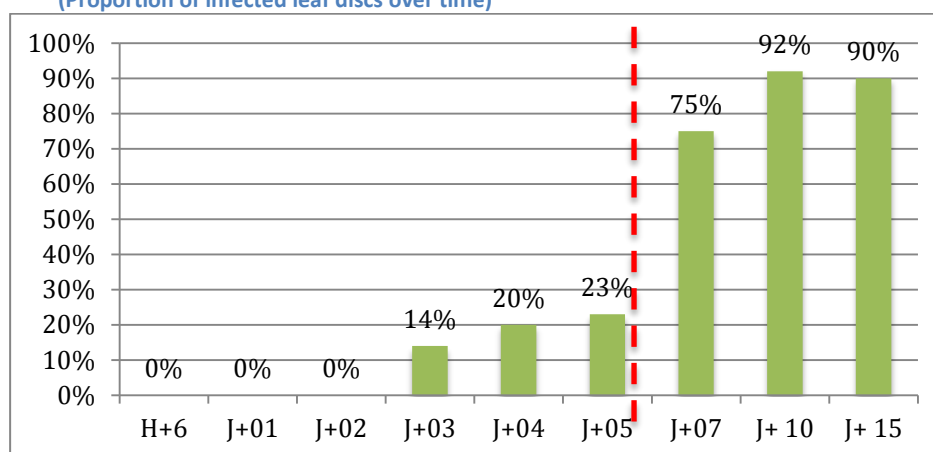
- 1 = conidies non germées
- 2 = mycélium peu développé
- 3 = mycélium très développé

- 4 = présence de quelques conidiophores sur le mycélium
- 5 = abondance de conidiophores

Le développement d'*A. quisqualis* dans le temps

Le parasitisme a été observé seulement à partir du 3^{ème} jour d'incubation en faible proportion. Une différence significative des proportions de disques identifiés comme parasités est présente entre le 5^{ème} et le 7^{ème} jour d'incubation. En effet, les éléments discriminants la présence du parasitisme sont identifiable à partir du 3^{ème} jour par l'observation de fragmentation du mycélium de l'oïdium principalement, et nettement identifiable à partir du 5^{ème} jour par le début de formation des pycnides. *L'Ampelomyces* a donc besoin d'un temps pour permettre l'observation de son développement et nécessite du temps pour réaliser un cycle complet.

Figure 6 : Proportion des disques foliaires parasités au cours du temps
(Proportion of infected leaf discs over time)



DISCUSSION

On peut déduire des premiers résultats que les différents protocoles mis en place sont relativement satisfaisants. Cependant, des précautions sont à prendre lors d'une prochaine mise en place d'essais. En effet, il faudra vérifier l'état sanitaire des feuilles contenant l'inoculum d'oïdium pour éviter les problèmes de contaminations extérieures et pour s'assurer que le témoin est sans *Ampelomyces*. De plus, l'absence de différence significative ne peut pas être confirmée uniquement par l'observation qualitative. Une étude quantitative pourrait apporter des précisions.

Les observations qualitatives réalisées permettent d'illustrer le parasitisme par *Ampelomyces* et d'identifier les premières étapes de celui-ci. Cependant, des éléments restent encore à éclaircir puisque l'étape de pénétration n'est pas détectable et observable par ce protocole, tout comme l'identification des éléments présents dans le mycélium de l'oïdium. En revanche, l'utilisation d'autres protocoles pourrait éventuellement le permettre. Une piste est à approfondir, la modification génétique de la protéine de fluorescence qui permettrait d'observer un contraste de fluorescence entre l'oïdium et *Ampelomyces*. Cependant, il est nécessaire de tester la faisabilité de cette modification génétique sur la souche d'*Ampelomyces* présente dans l'AQ10. Il serait également intéressant de clarifier les raisons de l'observation des filaments sortant de conidiophores parasités. Actuellement, aucune piste n'a été trouvée.

L'importance de la colonisation de l'oïdium sur la dynamique du parasitisme a été montrée de manière imprécise dans cette étude. En effet, l'estimation de colonisation a été réalisée par l'intermédiaire de classe. Néanmoins, ces dernières ne permettent pas d'estimer avec précision l'influence de la colonisation de l'oïdium sur le développement du parasitisme. Il serait donc

essentiel de réaliser une étude quantitative, par exemple par l'utilisation d'une méthode par qPCR, pour permettre de déterminer concrètement cette influence.

Il a été également confirmé qu'il existe un lien entre la colonisation de l'oïdium et le développement d'*Ampelomyces*. L'absence de parasitisme au sein de la classe O-- peut également exprimer un besoin quantitatif minimum pour permettre son développement. Néanmoins, cette classe rassemble principalement les stades de développement de conidies récemment déposées ou en début de germination. De plus, les classes supérieures d'estimation de la colonisation rassemblent les stades présentant une abondance du développement mycélien et de conidiophores. Il y a donc un lien entre l'influence de l'estimation de la colonisation et le stade de l'oïdium dans le développement du parasitisme. En revanche, il s'agit de l'influence sur l'observation du parasitisme et non sur la présence effective de celui-ci. En effet, avant l'identification par microscopie de la présence de l'*Ampelomyces*, le parasitisme a peut être commencé mais n'est pas observable par le protocole utilisé. Cependant, ces résultats sont cohérents avec la bibliographie actuelle sur l'*Ampelomyces*.

En tendance, on peut observer une différence de vitesse de développement de l'oïdium et de l'*Ampelomyces* malgré l'imprécision de l'estimation par classe ainsi que la nécessité de temps pour la réalisation d'un cycle de l'hyperparasite contrairement à la durée courte de cycle de l'oïdium. Cette dernière accentue l'écart de développement créé par la différence de vitesse de colonisation et peut expliquer le dépassement de l'hyperparasite par le pathogène. L'étude avait pour objectif de déterminer les conditions ayant une influence favorable sur l'action parasitaire de l'*Ampelomyces* dans le contrôle de l'oïdium. Cependant, il n'a pas été possible de répondre concrètement à ce dernier point, car il n'a pas été possible de quantifier le parasitisme. L'utilisation de qPCR a déjà été faite sur l'*Ampelomyces* et est présente dans la bibliographie *Ampelomyces* (Kiss et al., 2011 ; Pintye et al., 2012 ; Tollenaere et al., 2014)

CONCLUSION

Cette étude a permis d'illustrer les étapes du parasitisme de l'oïdium par *Ampelomyces* et d'identifier les différentes influences de l'environnement sur la dynamique du parasitisme ainsi que leur tendance. Néanmoins, la détermination de la modalité d'inoculation optimale ne semble pas possible par le protocole mis en place. La réalisation d'une étude complémentaire de quantification du parasitisme pourrait éventuellement permettre de le faire.

REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier Mayeul MILIEN du plateau d'IMagerie Cellulaire de l'IRSH de Beaucauzé pour ses connaissances en imagerie cellulaire et son aide précieuse ainsi qu'Antonio GARCIA de BASF Merville (31) pour la fourniture de l'inoculum d'*Erysiphe necator*. Je remercie également toutes les personnes ayant apporté leur collaboration à cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

Aubertot J.N., Barbier J.M., Carpentier A., Gril J.J., Guichard L., Lucas P., Savary S., Voltz M. et Savini I., 2005. Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Rapport d'expertise scientifique collective, INRA et Cemagref. INRA et Cemagref.

Cesati V., 1853. *Ampelomyces quisqualis* ces. Bot. Ztg., 10, 301- 302.

English-Loeb G., Norton A. P., Gadoury D., Seem R. et Wilcox W., 2007. Biological control of grape powdery mildew using mycophagous mites. *Plant Dis.*, 91, 4, 421- 429.

Falk S.P., Gadoury D. M., Cortesi P., Pearson R. C. et Seem R. C., 1995b. Parasitism of *Uncinula necator* Cleistothecia by the Mycoparasite *Ampelomyces quisqualis*. *Phytopathology*, 85, 7, 794.

Falk S.P., Gadoury D. M., Pearson R. C. et Seem R. C., 1995a. Partial Control of Grape Powdery Mildew by the Mycoparasite *Ampelomyces quisqualis*. *Plant Dis.*, 79, 5, 483.

Gadoury D.M., Cadle-Davidson L., Wilcox W.F., Dry I.B., Seem R.C. et Milgroom M.G., 2012. Grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*): a fascinating system for the study of the biology, ecology and epidemiology of an obligate biotroph. *Mol. Plant Pathol.*, 13, 1, 1- 16.

Kiss L., 1997. Genetic diversity in *Ampelomyces* isolates, hyperparasites of powdery mildew fungi, inferred from RFLP analysis of the rDNA ITS region. *Mycol. Res.*, 101, 9, 1073- 1080.

Kiss L., 2003. A review of fungal antagonists of powdery mildews and their potential as biocontrol agents. *Pest Manag. Sci.*, 59, 4, 475- 483.

Kiss L., Pintye A., Kovács G.M. et al., 2011. Temporal isolation explains host-related genetic differentiation in a group of widespread mycoparasitic fungi. *Molecular Ecology*, 20, 1492–1507.

Kiss L., Russell J. C., Szentiványi O., Xu X. et Jeffries P., 2004. Biology and biocontrol potential of *Ampelomyces* mycoparasites, natural antagonists of powdery mildew fungi. *Biocontrol Sci. Technol.*, 14, 7, 635- 651.

Marie V., 2002. « Contribution à l'étude de la résistance du rosier à l'oïdium (*Sphaerotheca pannosa* var. *rosae*) ». *Mémoire Maîtrise des sciences et techniques de biophysologie appliquées aux production végétales*, 18.

Melidossian H. S., Seem R. C., English-Loeb G., Wilcox W. F. et Gadoury D. M., 2005. Suppression of Grapevine Powdery Mildew by a Mycophagous Mite. *Plant Dis.*, 89, 12, 1331- 1338.

Pintye A., Bereczky Z., Kovács G.M. et al., 2012. No indication of strict host associations in a widespread mycoparasite : grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) is attacked by phylogenetically distant *Ampelomyces* strains in the field. *Phytopathology*, 102, 707–716.

Sucharzewska E., Dynowska M., Kubiak D., Ejdy E. et Biedunkiewicz A., 2012. *Ampelomyces* hyperparasites – occurrence and effect on the development of ascomata of *Erysiphales* species under conditions of anthropopressure. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 81, 3, 147.

Tollenaere C., Pernechele B., Mäkinen H. S., Parratt S. R., Németh M. Z., Kovács G. M., Kiss L., Tack A. J. M. and Laine A.-L., 2014. A hyperparasite affects the population dynamics of a wild plant pathogen. *Molecular Ecology*, 23, 5877–5887.

Yarwood C. E., 1932. *Ampelomyces quisqualis* on clover mildew. *Phytopathology*, 22, 31.%